



University of Groningen

Waarom produceren steltlopers ander stuitklierwas tijdens het broedseizoen?

Reneerkens, Jeroen; Piersma, Theunis

Published in:
Limosa

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2004

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):
Reneerkens, J., & Piersma, T. (2004). Waarom produceren steltlopers ander stuitklierwas tijdens het broedseizoen? Limosa, 77, 149-156.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Waarom produceren steltlopers ander stuitklierwas tijdens het broedseizoen?

Jeroen Reneerkens & Theunis Piersma

Tijdens de rui vervangen vogels hun oude versleten veren met verse, beter functionerende exemplaren. Bij een versleten verenkleed nemen de wendbaarheid en de isolatie van de vogel sterk af. Het ruien zelf maakt een vogel echter ook kwetsbaar omdat groeiende veren gemakkelijk breken en omdat vogels tijdens het aanleggen van nieuwe veren minder goed geïsoleerd zijn en ze voor de productie van nieuw veermateriaal extra moeten eten. Vogels kunnen overbodige veerslijtage dus beter voorkomen. Ze besteden dan ook dagelijks veel tijd aan het onderhoud van hun verenkleed. Door regelmatig een bad te nemen wordt allerlei vuil uit de veren verwijderd. Met de snavel houden vogels de veren op hun plaats en worden veerluizen en mijten, die gaatjes in de veren maken, verwijderd. Ook het invetten van het verenkleed met was uit de stuitklier hoort bij de dagelijkse poetsactiviteiten.

De stuitklier bevindt zich aan de onderrug van een vogel, vlak boven de staart. In het onderhuidse deel van de klier wordt doorlopend een mengsel van vetachtige substanties geproduceerd dat uit een bovenhuids vlezig uitstulpinkje uitgescheiden wordt. Aan het uiteinde van de uitstulping van de klier zit bij steltlopers nog een klein pluimpje van korte stugge veertjes. Het geproduceerde wasmengsel wordt met de snavel over het verenkleed gesmeerd. Tijdens de dagelijkse poetsactiviteiten raken vogels met razendsnelle bewegingen de stuitklier kort aan. Het subtiele masseren met de snavel stimuleert de klier om kleine hoeveelheden stuitklierwas uit te scheiden. Het was wordt op de snavel verzameld en vervolgens met strijkende bewegingen over de veren gesmeerd.

Stuitklierwas is een vette substantie en dus waterafstotend. Het ligt daarmee voor de hand dat het droog houden van de veren en de onderliggende huid tot één van de functies van stuitklierwas behoort. Een experiment met eendenveren die al dan niet ontdaan waren van stuitklierwas toonde echter aan dat de wateropname van veren slechts in geringe mate werd beïnvloed door de aanwezigheid van het

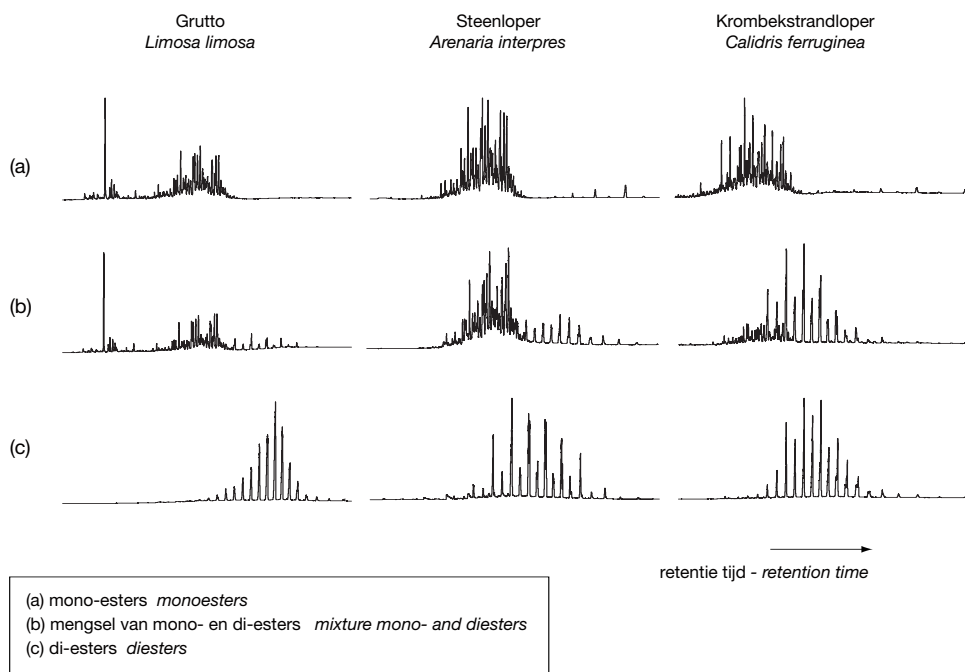
was. Wel namen veren uit de omgeving van de stuitklier meer water op na ontvetting (van Rhijn 1977). Het stuitklierwas maakt het verenkleed van vogels dus waterafstotend maar hoe groot dit effect precies is weten we nog niet. Waarschijnlijk vormt stuitklierwas ook een beschermend laagje tegen overmatige veerslijtage en houdt het de veren soepel (Elder 1954). Maar misschien heeft het waslaagje op vogelveren, afhankelijk van de eisen die aan de veren worden gesteld, nog wel andere functies.

Seizoensgebonden veranderingen van stuitklierwas

Zo ontdekten we in 1999 (Piersma *et al.* 1999) dat de samenstelling van stuitklierwas van Kanoeten *Calidris canutus* in het voorjaar in korte tijd verandert. Deze verandering vindt plaats wanneer de Kanoeten op het punt staan om naar de arctische broedgebieden te trekken. In het laboratorium van het Koninklijk NIOZ werd met behulp van gaschromatografie en massaspectrometrie de chemische samenstelling van het stuitklierwas gekarakteriseerd (Dekker *et al.* 2000). Met deze methoden worden stoffen gescheiden op grond van hun vluchtigheid en gekarakteriseerd na bestudering van de molekuul-specifieke verdeling van de brokstukken van deze molekulen nadat deze in stukjes zijn geschoten. Doorgaans worden door Kanoeten mengsels van zogenaamde mono-esters (olie-achtig) uitgescheiden. Die werden in het voorjaar echter vervangen door een mengsel van di-esters (kaarsvet-achtig; Piersma *et al.* 1999; figuur 1). Deze onverwachte ontdekking riep natuurlijk de vraag op waarom de samenstelling van stuitklierwas verandert tijdens het voorjaar. Welke functie(s) vervult het stuitklierwas bestaande uit di-esters die door het gebruikelijke mono-esterwas blijkbaar minder goed vervuld wordt (Reneerkens *et al.* in druk)?

Make-up bij Kanoeten?

Di-esters hebben een hoger smeltpunt dan mono-esters en zijn daardoor stroperiger en waarschijnlijk moeilijker op het verenkleed te smeren. Het di-ester stuitklierwas werd voor het

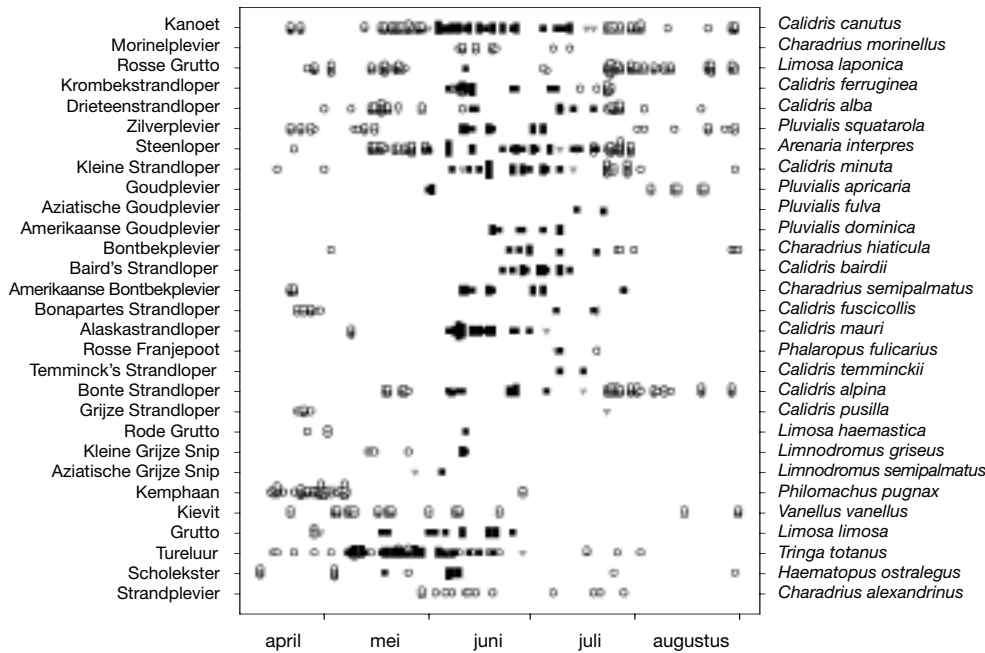


Figuur 1. Gaschromatogrammen van mono-esters, mengsels van mono- en di-esters, en di-esters van Grutto, Steenloper en Krombekstrandloper. Wasmoleculen die minder vluchtig zijn veroorzaken een piek bij een hogere retentietijd dan vluchtiger moleculen. Gas chromatograms of typical monoester, mixed mono/diester, and diester secretions of Black-tailed Godwit *Limosa limosa*, Ruddy Turnstone *Arenaria interpres*, and Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea*. Wax molecules that are less volatile cause a peak in the chromatogram at a later retention time.

eerst waargenomen bij een Kanoet in de broedgebieden van Ellesmere Island, Noord-Canada, tijdens de balts (Piersma *et al.* 1999). Zeker onder de arctische omstandigheden in de broedgebieden lijkt zo'n stroperig di-ester was alleen maar ongemakkelijk omdat de lage temperaturen de smeerbaarheid niet ten goede zullen komen; vergelijk het maar met boter uit de koelkast. Er zou dus een voordeel aan het moeilijker smeerbare was verbonden moeten zijn dat opweegt tegen dit nadeel. Misschien functioneert een laagje di-esters op het verenkleed als een soort make-up die de kleurintensiteit of glans van het broedkleed van Kanoeten versterkt? Als vogels tijdens de balts zouden kunnen laten zien dat ze naast het veroveren en bewaken van een territorium extra tijd en moeite kunnen steken in het onderhouden van hun veren, zou dat voor een eventuele toekomstige partner een signaal kunnen zijn dat de betreffende vogel een gezonde en dus aantrekkelijke vogel is (Delhey *et al.* manuscript). De mogelijke extra investering in het poetsen zou dan terugbetaald worden door het verkrijgen van een aan-

trekkelijke partner en gezond nageslacht (Piersma *et al.* 1999).

Wij kunnen bij Kanoeten met het blote oog geen kleurverschil zien tussen veren die zijn voorzien van een laagje mono-ester dan wel een laagje di-ester stuitklierwas. Misschien zijn dergelijke veranderingen heel subtiel en onzichtbaar voor het menselijk oog. Vogels kunnen bijvoorbeeld ultraviolet licht waarnemen, terwijl dit voor mensen onzichtbaar is (Burkhardt 1989). Met behulp van een fotospectrometer hebben we de kleurintensiteit van Kanoeten in het voor vogels zichtbare licht spectrum gemeten op het moment dat ze mono-esterwas en, enkele weken later, di-esterwas produceerden. Er bleek geen meetbaar verschil te zijn in de hoeveelheid gereflecteerd licht en dus in de kleur van het verenkleed met mono- of met di-esters. Ook verwijdering van stuitklierwas van het verenkleed met een oplosmiddel beïnvloedde de kleur niet. Dit laatste verbaasde ons enigszins omdat een wattenstaafje zichtbaar geel kleurt als we een uitstrijkje van de stuitklier maakten. Bovendien hadden we ook de licht-



Figuur 2. Seizoensgebonden veranderingen in de chemische samenstelling van stuitklierwas van volwassen steltlopers. Open vierkantjes geven mono-esters weer, driehoekjes mengsels van mono- en di-esters, en zwarte rondjes di-esters. Soorten zijn gerangschikt op basis van de mediane breedtegraad van hun broedgebied, met de meest noordelijk broedende soorten bovenaan. Strandplevier, Kievit en Morinelplevier produceren het hele jaar door mono-esters. *Seasonal changes in chemical composition of preen wax of adult shorebirds. Open squares represent monoesters, triangles mixtures of mono- and diesters, and solid dots diesters. Species are ordered according to median latitude of their breeding range, with the northernmost breeding species on top. Note that Dotterel Charadrius morinellus, Kentish plover C. alexandrinus and Lapwing Vanellus vanellus secrete mono-esters year-round.*

absorptie van puur stuitklierwas gemeten en daaruit bleek dat di-ester was meer licht, met name in het ultraviolet, absorbeert vergeleken met mono-ester was. Waarschijnlijk is het laagje was op de veren te dun om een zichtbaar effect te bewerkstelligen. In ieder geval kunnen we nu concluderen dat een veranderde wassamenstelling zeer waarschijnlijk geen visuele betekenis heeft voor Kanoeten (Reneerkens & Korsten 2004).

Alleen broedende steltlopers produceren di-ester stuitklierwas

Inmiddels hebben we van 19 strandlopersoorten, 6 pleviersoorten en van de Scholekster *Haematopus ostralegus* monstertjes stuitklierwas verzameld in verschillende perioden van het jaar. Na analyse van het met behulp van wattenstaafjes verzamelde stuitklierwas bleek dat alle strandlopers en de meeste broedende plevieren het speciale di-esterwas produceren tijdens het broeden (figuur 2). Op het moment dat stelt-

loperkuikens het nestkuiltje verlaten verandert het stuitklierwas van de ouders weer abrupt naar de gebruikelijke mono-ester samenstelling. Dit patroon vonden we niet alleen bij steltlopers die op de toendra broeden, maar ook bij in Nederland broedende Tureluurs *Tringa totanus*, Grutto's *Limosa limosa* en Scholeksters (Reneerkens *et al.* 2002; Reneerkens *et al.* in druk).

Een belangrijke ontdekking was ook dat bij steltlopersoorten waarbij slechts één van de ouders voor het bebroeden van de eieren zorgt, de verandering van mono-ester naar di-ester secretie ook alleen bij de broedende vogel plaatsvond (Reneerkens *et al.* 2002). Bij Kemp-hanen *Philomachus pugnax* produceert dus alleen het vrouwtje stuitklierwas dat bestaat uit di-esters, terwijl bij Rosse Franjepoten *Phalaropus fulicaria* waarbij de mannetjes voor de broedzorg opdraaien, juist de broedende mannetjes di-esters uitscheiden. Deze sexe-afhankelijke verandering in stuitklierwas bleek achteraf al beschreven voor Wilde Eenden *Anas platyrhynchos*, waarbij het stuitklierwas van de vrouwtjes

tijdens het broeden van mono-esters naar di-esters veranderde, terwijl de mannetjes het hele jaar door onveranderd mono-esters produceerden (Jacob *et al.* 1979; Kolattukudy *et al.* 1987).

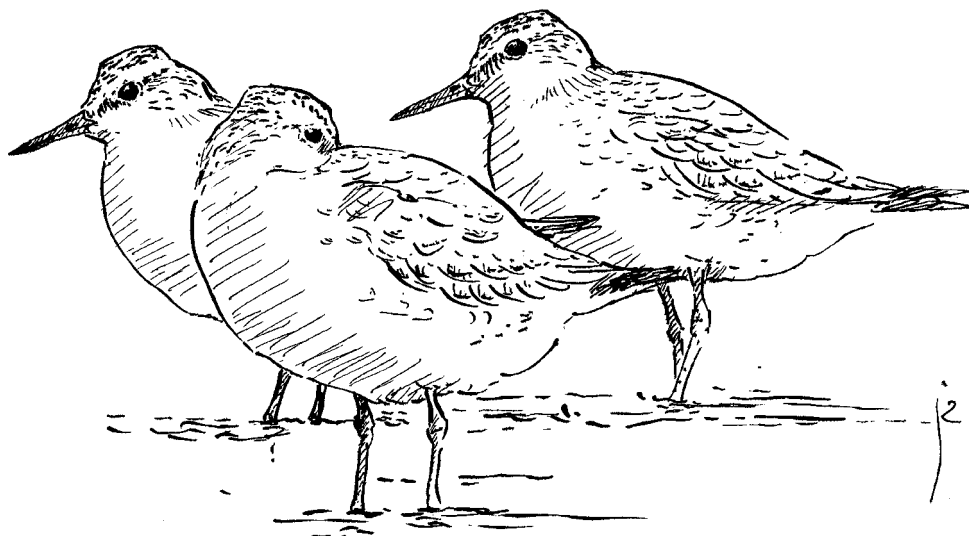
Door vergelijkingen van stuitklierwas tussen vogelsoorten in verschillende perioden van het jaar hebben we dus geleerd dat de productie van di-esterwas voorkomt bij de meeste strandlopers en plevieren en in ieder geval ook bij de Scholekster en de Wilde Eend. Dit zijn allen op de grond broedende vogelsoorten, die di-esters op hun veren smeren in de periode dat ze op het nest zitten. Deze constatering is een belangrijke stap in de richting van een functionele verklaring voor seizoensgebonden veranderingen in stuitklierwas.

Deze vergelijkende aanpak heeft ook geleid tot de ontdekking van enkele interessante maar merkwaardige uitzonderingen. Zo blijken niet alle steltlopers di-esters te produceren in het broedseizoen. Kieviten, waarvan het verenkleed veel doffer wordt zodra ze de eieren gelegd hebben, produceren het hele jaar door hetzelfde stuitklierwas dat bestaat uit mono-esters

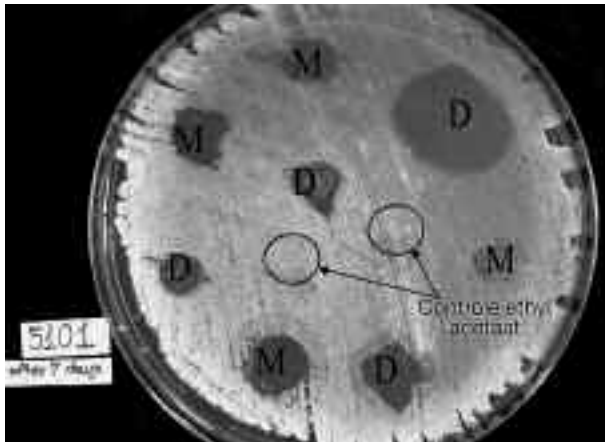
(Jukema *et al.* 2003). Ook Morinelplevieren *Charadrius morinellus* en Strandplevieren *C. alexandrinus* schakelen niet over op di-esters tijdens de eileg en het broeden. De vraag waarom deze drie steltlopersoorten een uitzondering (kunnen) vormen kan pas goed beantwoord worden als we meer inzicht hebben in de functie van seizoensgebonden veranderingen in de samenstelling van stuitklierwas bij andere soorten.

Verbeterde bescherming tegen veerslijtage?

Stuitklierwas houdt de veren waarschijnlijk waterafstotend en beperkt de veerslijtage (Jacob & Ziswiler 1982). Het zou kunnen dat de tijdens het broeden uitgescheiden di-esters een beter beschermend laagje vormen dan mono-esters. Dat zou nuttig kunnen zijn omdat de veren van de broedende vogels veel in contact komen met de grond. Hier probeerden we grip op te krijgen met behulp van een experiment met verschillende soorten broedende strandlopers in Noord-oost-Groenland. Bonte Strandlopers *Calidris alpina*, Drieteenstrandlopers *C. alba*, Steen-



Figuur 3. Een medium waarop de veerafbrekende bacterie *Streptomyces* 3101 groeit (licht opervlak, na 168 uur incubatie). Op de plekken waar een druppel mono-ester (M) of di-ester (D) was is aangebracht werd de groei van de bacteriën duidelijk geremd. Dit lag niet aan het oplosmiddel (ethylacetaat) waarin we het stuitklierwas oplossen om het aan te kunnen brengen op de agarplaat. Op de plekken waar alleen ethylacetaat is aangebracht ('Controle ethylacetaat') groeiden de bacteriekolonies immers wel. *Effect of uropygial oil on Streptomyces 3101 strain after 168 hours of incubation. Growth of the bacteria was inhibited by monoesters (M) or diesters (D) but did not differ between the two wax mixtures. The solvent ethyl acetate in which the waxes were applied to the medium did not affect bacterial growth.*



lopers *Arenaria interpres* en Kanoeten werden op het nest gevangen en van één van de vleugels werd het was verwijderd met een oplosmiddel. Vervolgens werden de vogels weer losgelaten om ze enkele dagen later weer te vangen. Door de vleugelpunten vóór en na deze behandeling nauwkeurig te bestuderen met een microscoop en de slijtage te scoren probeerden we te achterhalen of de vleugelpunt waarvan het was verwijderd was sneller gesleten was dan de onbehandelde vleugelpunt. Dit bleek niet het geval. Beide vleugels waren nauwelijks extra versleten bij de tweede controle, dus het is mogelijk dat het experiment te kort duurde om (een verschil in) veerslijtage te constateren. Natuurlijk kunnen we niet uitsluiten dat de vogels vrijwel direct nadat wij het stuitklierwas van de vleugel verwijderden deze weer voorzagen van een vers waslaagje, maar het was zal in ieder geval even afwezig zijn geweest. In ieder geval hebben we niet kunnen aantonen dat stuitklierwas veerslijtage beperkt.

Bestrijdingsmiddel tegen veerafbrekende bacteriën?

Vogels herbergen verschillende bacteriën in hun verenkleed die de veren langzaam afbreken (Burt & Ichida 1999). Om te voorkomen dat deze parasieten het verenkleed overmatig beschadigen moeten vogels zich hiertegen wapenen. Bacteriën groeien meestal goed in warme, vochtige omstandigheden. Tijdens het bebroeden van een legsel creëert een vogel een microklimaat dat niet alleen gunstig is voor het uitkomen van de eieren, maar ook voor de groei van veerafbrekende bacteriën. Juist tijdens de broedfase zou een extra bescherming van de

veren tegen deze bacteriën dus handig zijn. Bij Spreeuwen *Sturnus vulgaris* lijkt er een verband te bestaan tussen de aanwezigheid van di-esters in stuitklierwas en de groei van de veerafbrekende bacterie *Arthrobacter*. Het stuitklierwas van volwassen Spreeuwen bevat, in tegenstelling tot dat van nestjongen, voor een deel (5-10%) moleculen die waarschijnlijk di-esters zijn. En juist het stuitklierwas van volwassen Spreeuwen bleek de groei van deze bacterie beter te remmen (Heeb & Reneerkens, ongepubliceerde gegevens).

Momenteel bestuderen we de effecten van zowel mono-ester als di-esterwas van Kanoeten op de groei van verschillende veerafbrekende bacteriën. Uit de eerste resultaten blijkt dat beide wasmengsels weliswaar de groei van deze bacteriën remmen (zoals ook bevestigd door Shawkey *et al.* 2003), maar we hebben nog geen verschil in dit effect gevonden tussen de wasmengsels (figuur 3). Dit effect is nog maar voor enkele bij Kanoeten voorkomende veerafbrekende bacteriën getest, zoals *Bacillus licheniformes* en *Streptomyces* sp.

Geur-camouflage?

Steltlopers broeden op de grond en zijn dus kwetsbaar voor roofdieren die het op hun legsel gemunt hebben. Klein als ze zijn is de enige manier om predatie te voorkomen, zo onopvallend mogelijk de eieren te bebroeden. Steltlopers hebben daarom een uitstekend camouflerend verenkleed. Veel roofdieren, zoals Poolvossen *Alopex lagopus* en Hermelijnen *Mustela erminea*, gebruiken vooral hun reukzin bij het opsporen van prooi. Grondbroeders doen er dus goed aan zo weinig mogelijk geur



Deze broedende Grutto smeert speciaal di-ester stuitklierwas op zijn veren. Di-esters geuren minder dan mono-esters waardoor de broedende vogel minder opvalt voor roofdieren (Jan van de Kam). *This incubating Black-tailed Godwit applies special diester preen wax onto its plumage which diminishes its smell compared with the usual monoester wax. This increases the olfactory crypsis of the bird and hence diminishes predation risk.*

te verspreiden om daarmee de kans op ontdekking door roofdieren te beperken. Di-ester stuitklierwas heeft een hoger smelttraject dan mono-esters. Di-ester was is dus minder vluchtig en daardoor waarschijnlijk moeilijker te ruiken voor roofdieren. Dit hebben we experimenteel getest met een herdershond die we trainden om mono- en di-ester stuitklierwas op te sporen. De hond moest in een experimentele opstelling van zes buizen ruiken in welke buis stuitklierwas van Kanoeten aanwezig was. De hoeveelheid was van beide mengsels werd gevarieerd (tussen 0.24 en 16 microgram) en we keken hoe vaak de speurhond het buisje met stuitklierwas succesvol lokaliseerde. Na 20 proeven bleek dat de speurhond meer moeite had de kleinere hoeveelheden stuitklierwas op te sporen en dat bij kleinere hoeveelheden vooral di-esters moeilijk te vinden waren! Het uitscheiden van di-ester was levert steltlopers dus waarschijnlijk een voordeel op tijdens het broeden, doordat het de kans op predatie van het nageslacht vermindert.

De kosten en baten van veranderingen in poetswas

Waarom zouden steltlopers buiten het broedseizoen mono-esters op hun veren smeren als di-esters zulke gunstige effecten hebben? Waarschijnlijk is de productie of het gebruik van di-ester was kostbaar. Een geurcamouflerende werking vergroot weliswaar de kans op nageslacht, er staan waarschijnlijk bepaalde kosten of nadelen tegenover. Maar waar bestaan die nadelen dan uit?

Zoals eerder beschreven kost het misschien meer tijd om di-esters op het verenkleed aan te brengen dan de gemakkelijker smeerbare mono-esters. Na een voorlopige analyse van zes uur observatie aan het poetsgedrag van zes Kanoeten in gevangenschap bleek dat de vogels maar heel weinig tijd besteden aan het invetten van de veren. Hoewel veeronderhoud dagelijks veel tijd in beslag nam (gemiddeld 26 minuten per uur) en gemiddeld zo'n vier keer per uur het verenkleed werd ingevet, kon met gedetailleerde video-analyse bepaald worden dat het smeren van was op de veren gemiddeld

slechts 54 seconden per uur kostte (Versteegh 2002). Bij Boerenzwaluwen *Hirundo rustica* vond bij slechts 3.1% van alle dagelijkse poetsbeurten contact met de stuitklier plaats (Møller 1991), een getal dat goed overeenkwam met de 2.9% bij Kanoeten. Het is moeilijk voor te stellen dat een activiteit die zo weinig tijd in beslag neemt veel energie kost, zelfs als het smeren van di-esters twee keer zo veel tijd zou vergen als het smeren van mono-esters. We hebben bovendien geen aanwijzing dat er een verschil is in de tijd die Kanoeten besteden aan het aanbrengen van mono- of di-ester stuitklierwas op het verenkleed. Waarschijnlijk spelen andere kosten een grotere rol.

Het is mogelijk dat voor de productie van di-ester stuitklierwas bepaalde hormonen nodig zijn waarvan hoge concentraties in het bloed energetisch kostbaar zijn of negatieve bijwerkingen hebben (Delhey *et al.* manuscript). Dan zou niet het smeren van di-esterwas vergeleken met het mono-ester was meer energie kosten, maar de productie van de di-esters. Omdat de productie van stuitklierwas nog nauwelijks onderzocht is, blijft de vraag over de energetische kosten van mono- en di-ester productie vooralsnog onbeantwoord.

Waarschijnlijk zijn de hier beschreven verscheidenheid in en functies van stuitklierwas nog maar het begin van meer interessante ontdekkingen bij andere vogelsoorten.

Dankwoord

Het hier gepresenteerde onderzoek was nooit mogelijk geweest zonder de hulp van vele enthousiaste steltloperliefhebbers, de meeste van hen verenigd in de *Wader Study Group*, die op vele locaties, wereldwijd stuitklierwas verzamelden. Het is onmogelijk iedereen hier te noemen, maar we maken graag een uitzondering voor onze NIOZ-collega's Bernard Spaans, Anne Dekinga, Casper Kraan, Luisa Mendes en Petra de Goeij (allerlei steltlopers wereldwijd) en voor Wim Tijssen (Tureluurs en Grutto), Joop Jukema en vele andere Friese en Groninger wilsterflappers (Goudplevieren, Kemphanen en Kieviten), Ingrid Tulp en Hans Schekkerman (broedende steltlopers in Siberië), Vogelringstation Castricum (o.a. Rosse Grutto's), Ron Mes en Niko Groen (Aziatische Grijze Snip) en Kees Oosterbeek (Scholeksters). Het experiment met speurhond Joey kon alleen slagen doordat Ton van der Heide ontzettend veel vrije tijd in de trainin-

gen en experimenten stak. De gastvrijheid van Ton en Ella tijdens de weekenden waarin de speurexperimenten werden uitgevoerd werd zeer op prijs gesteld. Maaïke Versteegh hielp met de observaties aan poetsgedrag van Kanoeten en bestudeert momenteel de antibacteriële werking van stuitklierwas aan de Ohio State University. De prettige samenwerking met mensen van het organisch chemisch laboratorium van de vakgroep Mariene Biochemie en Toxicologie onder leiding van Jaap Sinninghe Damsté op het NIOZ heeft bijgedragen en zal nog meer gaan bijdragen aan het slagen van dit onderzoek. Dit werk wordt gefinancierd door de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO) middels een beurs aan Theunis Piersma en Jaap Sinninghe Damsté. Ingrid Tulp leverde commentaar op een eerdere versie van dit artikel, waarvoor dank.

Literatuur

- Burt, E. H. & J. M. Ichida 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *Auk* 116: 364-372.
- Burkhardt, D. 1989. UV vision: a bird's eye view of feathers. *Journal of Comparative Physiology A* 164: 787-796.
- Delhey, K., A. Peters & B. Kempenaers. Cosmetic coloration in birds: occurrence, function and evolution. Manuscript.
- Elder, W.H. 1954. The oil gland of birds. *Wilson Bulletin* 66: 6-31.
- Jacob, J. 1976. Bird waxes. *In: Chemistry and biochemistry of natural waxes*. Ed. P.E. Kolattukudy. Elsevier, Amsterdam.
- Jacob, J., J. Balthazart & E. Schoffeniels 1979. Sex differences in the chemical composition of uropygial gland waxes in domestic ducks. *Biochemical and Systematic Ecology* 7: 149-153.
- Jacob, J. & V. Ziswiler 1982. The uropygial gland. *In: Farner, D.S., J.R. King & K.C. Parkes (red) Avian Biology Vol. 4.*, p. 199-324. Academic Press, New York.
- Jukema, J., J. Reneerkens & T. Piersma 2003. Het mysterie van de feale jok. Veroorzaken veranderingen in poetswassen abrupte kleurveranderingen bij kieviten-vrouwjes? *Vanellus* 1: 15-21.
- Kolattukudy, P.E., S. Bohnet & L. Rogers 1987. Diesters of 3-hydroxy fatty acids produced by the uropygial glands of female mallards uniquely during the mating season. *Journal of Lipid Research* 28: 582-588.
- Møller, A.P. 1991. The preening activity of swallows, *Hirundo rustica*, in relation to experimentally manipulated loads of haematophagous mites. *Animal Behaviour* 42: 251-260.
- Piersma, T., M. Dekker & J.S. Sinninghe Damsté 1999. An avian equivalent of make-up? *Ecology Letters* 2: 201-203.
- Reneerkens, J., T. Piersma & J. Sinninghe Damsté

2002. Sandpipers (*Scolopacidae*) switch from mono- to diester preen waxes during courtship and incubation, but why? *Proceedings of the Royal Society of London, B* 269: 2135-2139.
- Reneerkens, J. & P. Korsten 2004. Plumage reflectance is not affected by preen wax composition in red knots *Calidris canutus*. *Journal of Avian Biology* 35: 405-409.
- Reneerkens, J., T. Piersma & J. Sinninghe Damsté in druk. Discerning adaptive values of seasonal variation in preen waxes: comparative and experimental approaches. *Proceedings of the 23rd International Ornithological Congress*.
- van Rhijn, J.G. 1977. Processes in feathers caused by bathing in water. *Ardea* 65: 126-147.
- Shawkey, M.D., S.R. Pillai & G.E. Hill 2003. Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. *Journal of Avian Biology* 34: 345 - 349.
- Versteegh, M. 2002. Zijn er kosten verbonden aan het produceren van een rood zomerkleed? Een experiment met Kanoetstrandlopers. *Studentenverslag Dierecologie, Rijksuniversiteit Groningen*.
- Jeroen Reneerkens, Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel; reneer@nioz.nl
- Theunis Piersma, Afdeling Mariene Ecologie & Evolutie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ), en Vakgroep Dierecologie, Centrum voor Ecologische en Evolutie-naire Studies, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren

Why do shorebirds produce different preen wax during the breeding season?

Birds daily maintain their plumage by applying waxes secreted from their uropygial gland. The preen wax coat probably keeps the feathers flexible and waterproof. Recent studies show that the chemical composition of preen wax of several shorebird species rapidly shifts from the usual monoester waxes to more complicated diester wax molecules in incubating individuals. In this article we present (preliminary) data of experiments performed to unravel the functional aspects of this shift. Measurements of light reflection with a photospectrometer showed that preen wax composition did not affect plumage coloration. Therefore, diesters probably have no function as 'avian make-up'. We could not find evidence for an improved protection against abrasion of the wing feathers by diester wax. As incuba-

ting sandpipers create a microclimate that is not only profitable for the hatching of eggs, but also for growth of bacteria, we are currently testing the idea that diester preen waxes offer better protection against these malicious bacteria. The data so far suggest that mono- and diester preen waxes inhibit the growth of feather-degrading bacteria equally well. During incubation sandpipers and their clutches are vulnerable to predation by especially mammalian predators. Because diesters are less volatile than monoester preen wax, they could be less easily detected by predators that use their sense of smell. A trained dog used in an experiment indeed had more difficulty in locating diesters than monoesters, suggesting that ground-breeding birds that secrete diesters during incubation are selectively favoured above birds that apply less olfactory cryptic monoester wax to their plumage.